

SPIXIANA	14	2	213–228	München, 1. Juli 1991	ISSN 0341–8391
----------	----	---	---------	-----------------------	----------------

Die Habitatnische des „Wasserfrosches“ in Nordbayern

Von Pius Dorn und Roland Brandl

Dorn, P. & R. Brandl (1991): The habitat niche of the “water frog” in northern Bavaria. – Spixiana 14/2: 213-228

Based on simple estimation of density, we describe the habitat niche of the “*Rana esculenta/lessonae*”-complex after breeding season in northern Bavaria. Using transect counts along ponds, the following results appeared: 1) Ponds with a depth below 0.5 m and an area below 0.05 ha are unsuitable for the water frog. Optimal are ponds with a depth around 1 m and an area between 0.1 to 0.4 ha. 2) The shore line must be exposed to the sun. 3) The shore line should be covered by dense vegetation. 4) Vegetation within the water is unimportant during summer. 5) Ponds used for carp production fulfill these criteria and are therefore quite suitable for “*Rana esculenta/lessonae*”.

Pius Dorn, Roland Brandl, Lehrstuhl für Tierökologie I, Universität Bayreuth, Postfach 10 12 51. W-8580 Bayreuth, Germany

1. Einleitung

Die Einführung des Begriffs „Nische“ gehört zu den wichtigen Wendepunkten in der noch jungen Wissenschaftsgeschichte der Ökologie. Das Nischen-Konzept war jedoch nie autökologischer Natur, sondern stand von Anfang an immer mit der gesamten Artengemeinschaft in Verbindung. Bereits 1857 schreibt Hansmann über Grasmücken in Sardinien: „Die bei dem vorigen angegebenen Orte bilden auch seiner Lieblingsaufenthalt hierselbst, an den man ihn jedoch nicht auf demselben Punkte mit dem vorigen antrifft, sondern höchstens beide in derjenigen Entfernung von einander, welche die Reviere zwei so nahe verwandter Vögel zu trennen pflegt.“ Hansmann benutzt zwar noch nicht das Wort Nische, formuliert aber deutlich den Zusammenhang zwischen Konkurrenzausschluß und Lebensraumsansprüchen einer Art. Diese Verbindung zwischen dem Begriff Nische und der Theorie der Artengemeinschaft blieb bis in unsere Tage erhalten und ist in Arbeiten von Grinnell bis hin zu Hutchinson zu finden (James et al. 1984).

Zurückschauend betrachtet war diese Verbindung zwischen dem Konzept der Nische und dem Konkurrenzausschlußprinzip etwas unglücklich, weil dadurch die autökologische Beschreibung der Habitatansprüche einer Art in den Hintergrund getreten ist (James et al. 1984). Damit verstellte sich der Blick für eine autökologische Charakterisierung der Verbreitungsmuster von Arten, eigentlich die Voraussetzung für jede weitere Untersuchung im Sinne der „community ecology“. Die vorliegende Arbeit versucht eine derartige autökologische Beschreibung der regionalen Verbreitung für den Artenkomplex des „Wasserfrosches“ zu erarbeiten. Wir definieren Nische daher als Habitat bzw. Lebensstätte einer Art und nicht im Sinne vieler Ökologielehrbücher. Diese bezeichnen Nische als die Rolle einer Art innerhalb der Artengemeinschaft und suggerieren damit automatisch Kenntnisse über die zugrundeliegenden ökologischen Prozesse, obwohl viele klassische Nischenuntersuchungen diese nie eindeutig erbringen konnten. Unsere Arbeit ist damit deskriptiv und nicht funktional.

Trotz intensiver Untersuchungen und Kartierungsarbeiten an Amphibien in Mitteleuropa (Zusam-

menfassung in Blab 1986) fehlen für nahezu alle Amphibienarten umfassende quantitative Beschreibungen der Habitatansprüche. Auch eine Auswertung des Datenmaterials aus der Amphibienkartierung des Landkreises Neustadt an der Waldnaab ergab keinen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Vorkommen einer Amphibienart und erfaßten Habitatfaktoren. Ausnahme bildeten die „Wasserfrösche“ (*Rana esculenta/lessonae*-Komplex), die Gewässer mit einer Verlandung zwischen 10% und 30% bevorzugten (Mann, Dorn, Brandl unveröff.). Heusser (1961) und Blab (1986) machen darauf aufmerksam, daß „Wasserfroschkolonien“, insbesondere in der Fortpflanzungsphase, die höchsten Habitatansprüche unter den heimischen Amphibien haben, und Herrn (1978) kommt zu dem Ergebnis, daß Grünfrösche sich besonders gut zur Charakterisierung von Feuchtbiotopen eignen. Andererseits ist der „Wasserfrosch“ zusammen mit dem Grasfrosch (*Rana temporaria*) und der Erdkröte (*Bufo bufo*) unsere am weitesten verbreitete Amphibienart und war im obengenannten Landkreis in 64% der mit Amphibien besetzten Gewässer zu finden (Dorn & Mann 1987). Im Mohrweihergebiet – einem Teichgebiet mit überwiegender Karpfenzucht – erreichte diese „Art“ sogar eine Stetigkeit von nahezu 99%, wobei zu berücksichtigen ist, daß, im Gegensatz zu den anderen Amphibienarten, nicht alle mit dem „Wasserfrosch“ besetzten Gewässer als Laichgewässer genutzt werden (Fritz & Sowitz 1979). Die hohe Stetigkeit täuscht jedoch über eine häufig sehr geringe Populationsdichte hinweg (Stöcklein 1980, Fritz & Sowitz 1979). Bei vielen Kartierungen wird festgestellt, daß der „Wasserfrosch“ zwar verbreitet ist, Kolonien mit über zehn Tieren aber eher als selten anzusehen sind. Somit zeigt sich, daß für eine ausreichende Beschreibung der Habitatansprüche des „Wasserfrosches“ qualitative Aussagen über das Vorkommen nicht genügen (Beebe 1985). Abb. 1 zeigt ein theoretisches Beispiel. Entlang eines Habitatgradienten variiert die Dichte einer Art über etliche Größenordnungen hinweg, obwohl die Art über nahezu den gesamten Gradientenbereich verbreitet ist. Die alleinige Feststellung des Vorkommens dieser Art erbringt damit keine Information über die Bedeutung dieses Habitatfaktors.

Daher wird in der vorliegenden Arbeit anhand einer einfachen Dichteabschätzung versucht, die Ansprüche des „Wasserfrosches“ an die von ihm besetzten Ufer bzw. Gewässer in der Nachlaichzeit

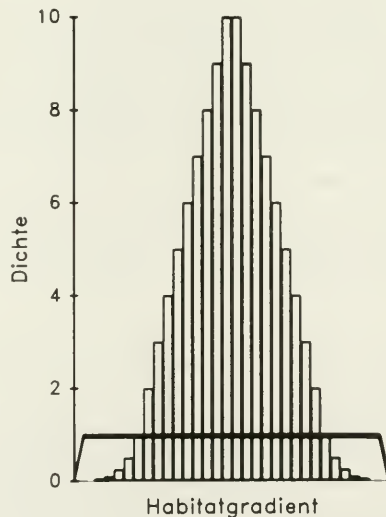


Abb. 1. Theoretisches Beispiel der Dichteverteilung einer Art über einen Habitatgradienten. Würde man nur die An- oder Abwesenheit dieser Art über den Gradienten bestimmen (Linie in Abb.), dann bekäme man aus den so gewonnenen Daten keine Information zur Bedeutung dieses Habitatfaktors. – Theoretical example of density variation of a species along a habitat gradient. If one would only measure presence/absence of this species along this gradient (line in Abb.), no information about the importance of this habitat factor would be available in that data.

näher zu beleuchten. Die Ansprüche des „Wasserfrosches“ an sein Laichgewässer bleiben unberücksichtigt, sofern diese nicht mit dem Sommerlebensraum identisch sind.

2. Material und Methode

2.1. Definition der verwendeten Artnamen

Eine eindeutige morphologische Abtrennung von *Rana lessonae* und „*Rana esculenta*“ ist nach Hemmer (1977), Blab (1986) und Baehr (1987) nicht möglich, da sich vor allem die triploide Form von „*Rana esculenta*“ in der morphologischen Bandbreite nahezu vollständig mit *Rana lessonae* überschneidet. Daher wurde bei der Datenerhebung nicht zwischen „*Rana esculenta*“ und *Rana lessonae* unterschieden. Tab. 1 gibt eine kurze Definition der hier verwendeten Artnamen.

Tab. 1. Definition der verwendeten Artnamen. – Definition of the used species names

Seefrosch	=	<i>Rana ridibunda</i>
Teichfrosch	=	<i>Rana lessonae</i>
Wasserfrosch	=	„ <i>Rana esculenta</i> “
„Wasserfrosch“	=	„ <i>R. esculenta</i> “ / <i>R. lessonae</i>
Grünfrosch	=	<i>R. lessonae</i> / „ <i>R. esculenta</i> “ / <i>R. ridibunda</i>

2.2 Untersuchungsgebiet und Untersuchungszeitraum

Insgesamt wurden 105 Gewässer in Nordbayern näher untersucht. 37 Gewässer liegen im Landkreis Bayreuth bzw. im nordwestlichen Teil des Landkreises Neustadt an der Waldnaab, 68 untersuchte Feuchtbiopte gehören zum Landkreis Lichtenfels oder zum nördlichen Teil des Landkreises Bamberg.

Die Erfassung der Gewässer erstreckte sich im Jahr 1987 vom 1. Juli bis 2. August, 1988 wurden die Begehungen zwischen dem 26. Mai und dem 8. August durchgeführt. Aufgrund der günstigen Witterung im April und Mai 1988 ist anzunehmen, daß beide Untersuchungszeiträume in die Nachlaichzeit des „Wasserfrosches“ fielen. Tatsächlich wurde während der Untersuchung kein Laich mehr festgestellt. Nur an einem Gewässer konnten noch am 18. Juni 1988 „Wasserfrösche“ in Kopula beobachtet werden, an einem zweiten Gewässer schien sich die Laichkolonie nur teilweise aufgelöst zu haben.

2.3 Erfassungsmethode

2.3.1 Auswahl der Gewässer und Einteilung der Uferstreifen

Bei der Auswahl der Gewässer blieben bereits vorhandene Kenntnisse über deren Amphibienbestand unberücksichtigt. Es wurde lediglich versucht, Gewässer von möglichst unterschiedlicher Größe, Tiefe und Vegetationsstruktur zu erfassen. Gewässer, bei denen ein Großteil des Ufers aufgrund möglicher Störungen oder aus methodischen Gründen nicht erfaßt werden konnte, blieben unberücksichtigt.

Das jeweilige zu untersuchende Gewässer wurde skizziert und der Uferbereich in Abschnitte eingeteilt, soweit sich das Ufer in einem oder mehreren zu erfassenden Parametern (siehe 2.3.3) unterschied. Uferstreifen wurden nicht aufgenommen, wenn eine Begehung oder eine sinnvolle Erfassung der „Wasserfrösche“ nicht möglich war. Bei der Festlegung der Uferstreifen wurde versucht, eine Länge von 10 m nicht zu unterschreiten (Verringerung von Randeffekten).

2.3.2 Erfassung der „Wasserfrösche“

Durch langsames Abgehen der Gewässerränder wurden am Uferand, im Wasser sitzende sowie rufende „Wasserfrösche“ erfaßt. Insgesamt wurden nachgewiesen: 58 rufende „Wasserfrösche“, 223 Tiere im Wasser und 1196

am Ufer sitzende „Wasserfrösche“. Diesjährige Tiere blieben unberücksichtigt. Bei wolkigem Wetter ging die Beobachtbarkeit der Wasserfrösche um mehr als 50 % zurück, daher wurden für die Auswertungen nur Beobachtungsgänge bei sonnigem Wetter herangezogen.

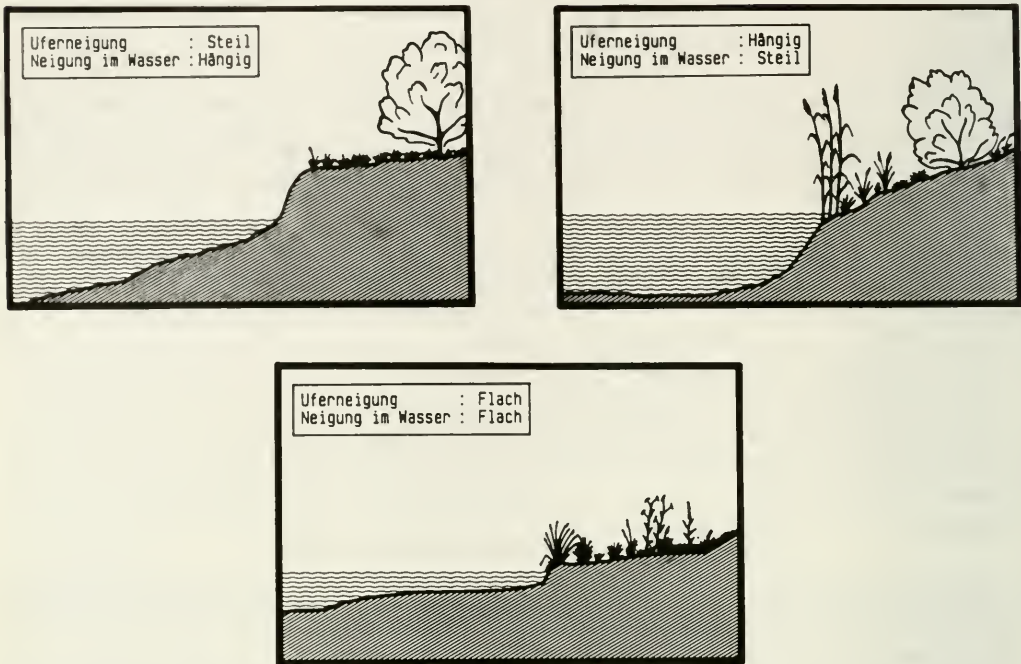


Abb. 2. Skizze zur Schätzung der beiden Parameter Neigung im Wasser und am Ufer. – We estimated the slope of the shore above and below water according to this figure.

2.3.3 Erfassung der Habitatparameter

Für die einzelnen Uferstreifen wurden erfasst: * Nutzung; * Gewässertiefe; * Gewässerfläche; * Uferneigung; (abgeschätzt anhand eines 1 m breiten Uferstreifens; vgl. Abb. 2); * Neigung im Wasser (vgl. Abb. 2); * Beschattung (geschätzt in Schritten von 10 %); * Entfernung zum Wald (mittlere Entfernung zum nächsten Wald, Feldgehölz oder Baumreihe); * Exposition (soweit möglich); * Bewuchs im Wasser (Deckungsgrad der Höheren Pflanzen und der Algenwatte bis zu 5 m Entfernung vom Ufer); * Bewuchs am Ufer: – Dichte der Vegetation (eingeteilt in keine, vereinzelt, schütter, mäßig dicht, sehr dicht), – Höhe der Vegetation (Mittelwert aus den Höhen der einzelnen Vegetationsgruppen), – Anteil einzelner Pflanzengruppen bzw. Gesellschaften (in %, z. B. Wiese, Ried).

Nutzung, Fläche und Tiefe beziehen sich immer auf das gesamte Gewässer. Die anderen Parameter konnten dagegen für jeden Uferstreifen individuell geschätzt werden.

2.4 Auswertung

Jeder Uferstreifen wurde in der Berechnung nur einmal berücksichtigt. Fanden mehrere Begehungen bei sonnigem Wetter statt, wurde aus den Beobachtungsdaten der Mittelwert gebildet.

Über 50 % der Uferstreifen waren nicht mit „Wasserfröschen“ besetzt. Die Dichteverteilung war zudem extrem linkssteil. Deshalb wurden für alle parametrischen Statistiken die Zählwerte logarithmiert ($\log [Dichte \text{ pro } 10 \text{ m} + 1]$).

Über univariate Varianzanalysen wurde zuerst die Abhängigkeit der Amphibiendichte von den einzelnen Parametern bestimmt. Dazu wurden die aufgenommenen Werte in Gruppen zusammengefaßt, sofern nicht der Erfassungsmodus der Parameter selbst eine sinnvolle Einteilung lieferte. Die Einteilungsklassen sowie die Signifikanz möglicher Gruppenunterschiede (P) ist in den jeweiligen Abbildungen angegeben.

Univariate Analysen können aber zu Fehlinterpretationen führen, da einzelne Habitatparameter mit Sicherheit korreliert sind. Um dieses Problem zu umgehen, wurde die Korrelationsmatrix (Gewässerfläche log-transformiert!) der Habitatparameter einer Hauptkomponentenanalyse mit anschließender Varimax-Rotation (Bortz 1985) unterzogen, um unabhängige Faktoren zu extrahieren. Ebenso wie die ursprünglichen Variablen wurden auch diese Faktorenwerte einzelner Uferstreifen auf ihren Einfluß auf die Häufigkeit der „Wasserfrösche“ mittels Varianzanalyse untersucht. Dazu wurde jeder Faktor in 10 Gruppen mit jeweils gleicher Zahl von Beobachtungswerten eingeteilt. In eine Hauptkomponentenanalyse können natürlich nur Parameter mit zumindest nominaler Skala eingebracht werden, daher blieben die Parameter Nutzung und Exposition unberücksichtigt.

Zur größeren Anschaulichkeit wurden für die graphische Darstellung die Mittelwerte aus den logarithmierten Dichtewerten wieder delogarithmiert. Sie entsprechen daher einem geometrischen Mittelwert. Auch der 95 %-Vertrauensbereich ist in den Abbildungen eingezeichnet.

Alle Auswertungen der Daten wurden mittels SPSS/PC+ durchgeführt (Norusis 1986).

3. Ergebnis und Diskussion

Mit einer Höhenlage zwischen 250 m und 500 m lagen die 105 untersuchten Gewässer (429 Uferstreifen) innerhalb der Höhenverbreitung des Wasserfrosches. Die Höhenlage wurde daher nicht weiter in die Auswertung einbezogen. Die Hälfte der Gewässer war mit Wasserfröschen besetzt.

Aufgrund der Bewölkung konnten nur 78 Gewässer (292 Uferstreifen) zur Auswertung herangezogen werden. An ihnen lag das geometrische Mittel der Amphibiendichte bei 0,78 Tieren pro 10 m Ufer.

3.1 Vergleich der „Wasserfrosch“-Dichten 1987/88

Ein Vergleich der Zählwerte aus dem Jahre 1987 mit den Werten von 1988 sollte zum einen Schwankungen der Populationsdichten (vgl. Blab 1986) zwischen den beiden Untersuchungsjahren aufzeigen und zum anderen eine Aussage über die Reproduzierbarkeit der gewonnenen Daten liefern. Für 21 Gewässer (65 Uferstreifen) lagen Aufnahmen aus beiden Jahren vor. Im Jahre 1987 konnten auf insgesamt 2615 m Uferlänge 385 „Wasserfrösche“ gezählt werden, 1988 waren es 320 Tiere.

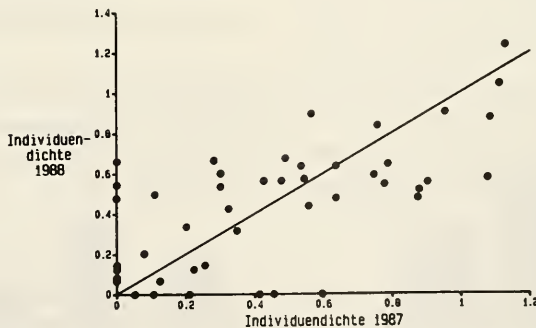


Abb. 3. Vergleich der „Wasserfrosch“-Dichten ($\log [Dichte \text{ pro } 10 \text{ m} + 1]$) entlang derselben Transekte 1987 und 1988. Die Winkelhalbierende soll einen besseren Vergleich der beiden Jahre ermöglichen. – Comparison of the density of the „*Rana esculenta*“/lessonae complex along the same transects in 1987 and 1988. Line indicates a slope of 1.

Der Korrelationskoeffizient für die Zählraten der beiden Jahre (log-Daten; Abb. 3) ist mit 0,67 hochsignifikant ($P < 0,001$). Die Steigung nach der „reduced major axis“-Methode (Rayner 1985) beträgt 0,88 (95 %-Vertrauensbereich: 0,62 bis 1,26), wohingegen die Steigung mittels gängiger „least square“-Methode mit 0,59 deutlich niedriger liegt. In diesem Fall liefert die „reduced major axis“-Methode eine sinnvollere Aussage als die übliche Regressionsgerade, da X- und Y-Werte Variablen mit Fehlern darstellen. Regressionsanalysen mittels „least square“-Methode verlangen X-Werte ohne Fehler! Der Vertrauensbereich der Steigung schließt den Wert 1 mit ein und man muß daher davon ausgehen, daß die Zählwerte zwischen den beiden Jahren proportional verlaufen.

Somit läßt sich zusammenfassend sagen: 1. Zwischen beiden Untersuchungsjahren gab es keine drastischen Verschiebungen der Populationsdichten an den untersuchten Gewässern; die Zählwerte beider Jahre brauchen daher nicht getrennt ausgewertet werden. 2. Die verwendete Zählmethode liefert reproduzierbare Ergebnisse.

3.2 Einfluß der Parameter auf die „Wasserfrosch“-Dichte im einzelnen

3.2.1 Nutzung

Die „Wasserfrösche“ zeigten eine deutliche Präferenz für Karpfenteiche (Abb. 4 a), wogegen bei Fischteichen mit gemischtem Besatz die Amphibiendichte um etwa 40 % sank. In Forellenteichen waren kaum Wasserfrösche anzutreffen. Auffällig war die geringe Anzahl von Fröschen in ungenutzten Gewässern, die, genauso wie anderweitig genutzte Wasserflächen, nur 25 % der Dichten von Karpfenteichen aufwiesen.

Neben der Erdkröte sind es vor allem „Wasserfrösche“, die in Fischteichen hohe Stetigkeiten erreichen. Insbesondere in Karpfenzuchtgebieten stellen sie oft die häufigste „Art“ (vgl. Stöcklein 1980, Dorn & Mann 1987). So zählt Filoda (1981) für den Wasserfrosch folgende Gründe auf:

- * Die Laichzeit liegt im Sommer. Die im Herbst entfernte Vegetation hat sich regeneriert, die Larven finden Schutz und den Fischen steht ein größeres Angebot an Wasserinsekten zur Verfügung.
- * Wasserfrosch-Quappen erreichen schnell eine Größe, ab der sie von vielen Fischen nicht mehr angenommen werden.
- * Fischteiche sind tiefer als natürliche Kleingewässer.
- * Für Karpfenteiche führt Clausnitzer (1983) zusätzlich folgende Argumente an:
- * Fischfutter bietet den Larven reiches Nahrungsangebot.
- * Das warme Wasser fördert ihre Entwicklung.
- * Karpfenteiche sind häufig in Gruppen angelegt. In Teichen mit vorgestreckten Karpfen können sich die Kaulquappen ohne Feinddruck entwickeln.

Im allgemeinen sind „Wasserfrösche“ kaum an Forellenteichen anzutreffen. Dies bestätigen auch unsere Zählungen. Bei der weiteren Auswertung der einzelnen Habitatparameter blieben Forellengewässer unberücksichtigt, da die geringe Dichte an ihren Ufern wohl weniger auf die Habitatstrukturen als vielmehr auf den hohen Prädatorendruck zurückzuführen ist.

3.2.2 Tiefe

An allen 12 Gewässern mit einer Tiefe bis 0,5 m konnten keine „Wasserfrösche“ nachgewiesen werden. Die höchsten Amphibiendichten erreichten Gewässer im Tiefenbereich zwischen 0,9 und 1,5 m (Abb. 4 b).

Auf die Präferenz des „Wasserfrosches“ für größere Wassertiefen haben bereits verschiedene Autoren hingewiesen (Rühmekorf 1958, Stöcklein 1980, Filoda 1981). Vor allem die höhere Austrocknungswahrscheinlichkeit und das Durchfrieren flacher Gewässer stehen dabei im Vordergrund:

Beim Austrocknen der Gewässer können die „Wasserfrösche“ zwar zum Landleben übergehen, es gibt aber Hinweise, daß sie während des Landlebens besonders anfällig für Parasiten sind (Blab 1986). Auch die in kleinen Gewässern lebende Gelbbauchunke verbringt die Frühjahrs- und Sommermonate

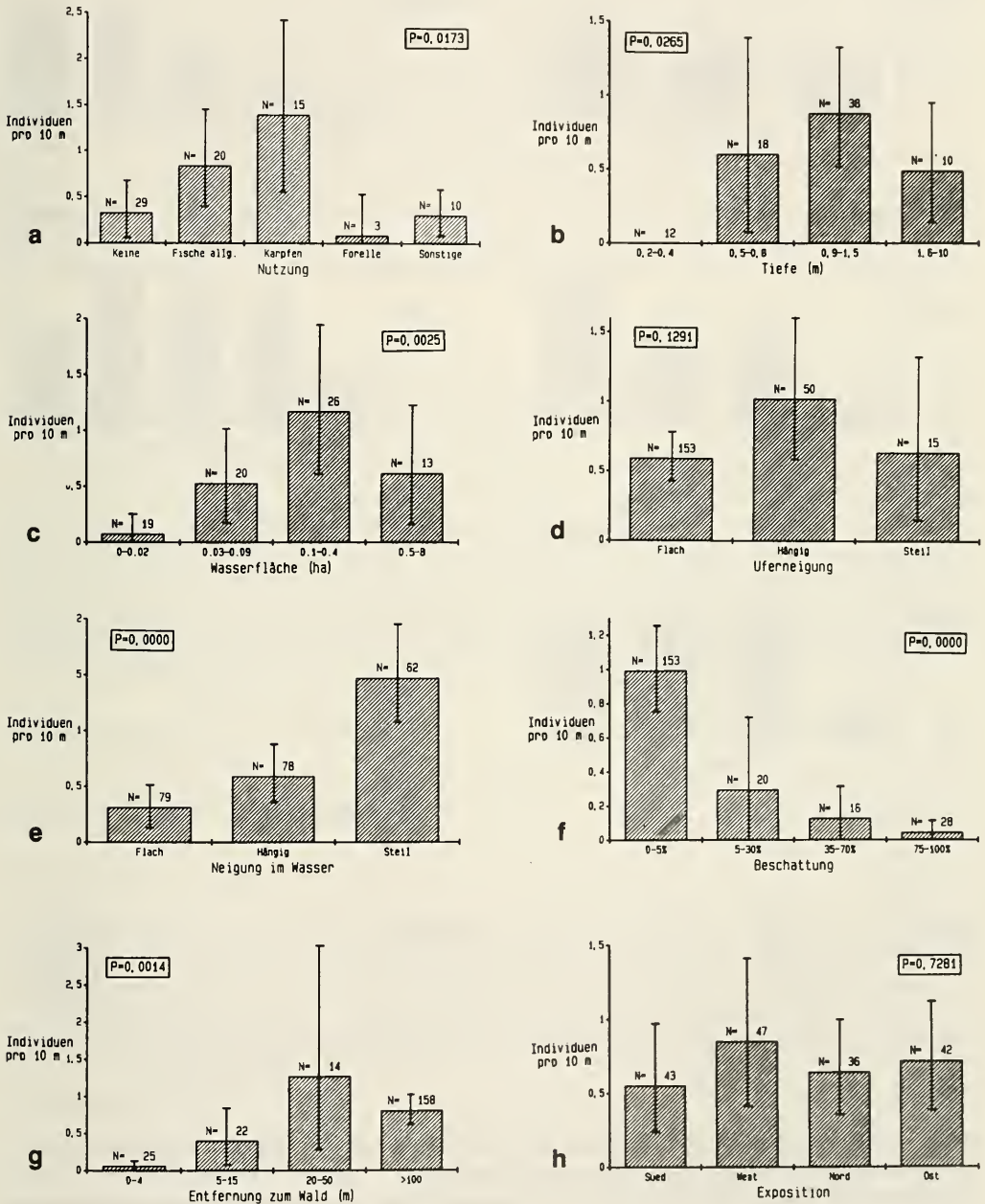
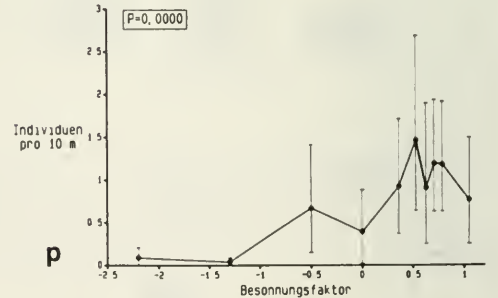
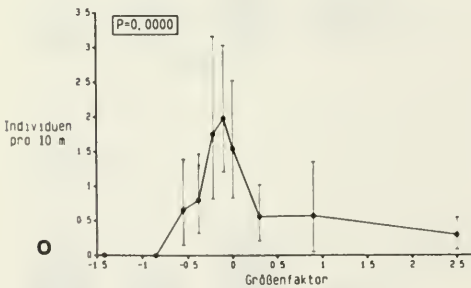
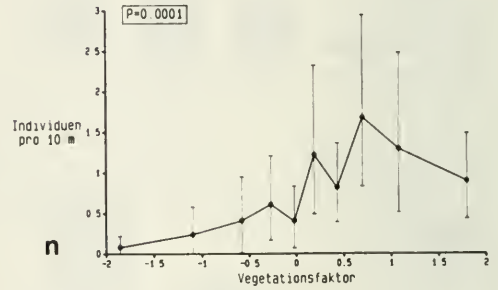
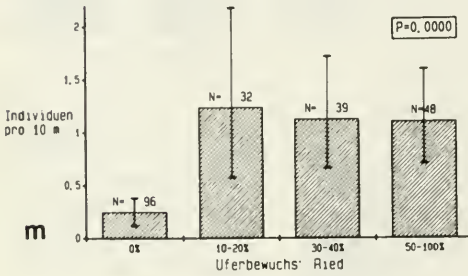
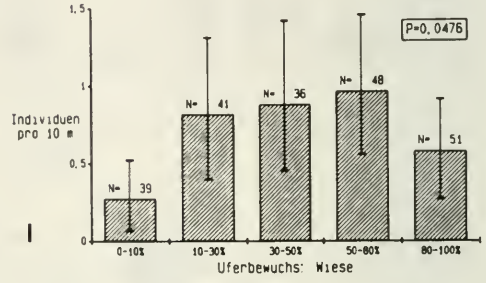
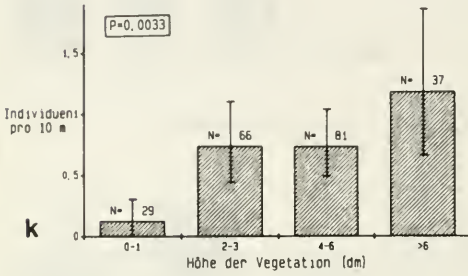
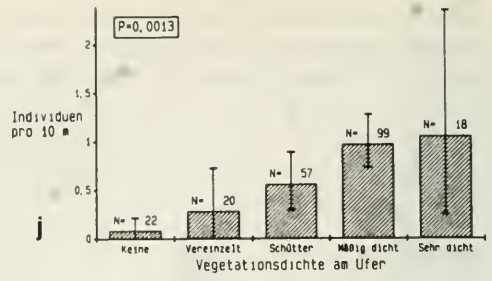
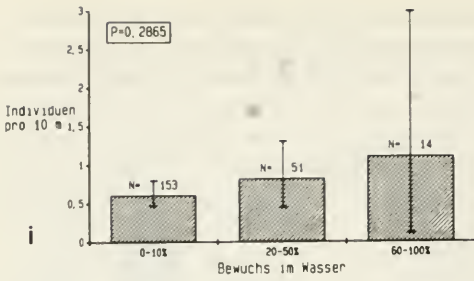


Abb. 4. Einfluß der einzelnen Habitatparameter auf die Dichte des „Wasserfrosches“. Näheres siehe Text. Der Probenumfang ist über den Säulen angegeben. — Influence of several habitat factors on the density of the „*Rana esculenta*“/*lessonae* complex. For details see text. Sample size is indicated above the bars.



vorwiegend im und am Wasser. Sie ist jedoch wanderfreudiger als der Wasserfrosch und sucht – insbesondere nach Regenfällen – des öfteren neue Habitate auf.

Die späte Laichzeit und lange Larvalentwicklung des „Wasserfrosches“ machen vor allem die Brut anfällig für das Trockenfallen der Gewässer. Zwar liegt der Laichbeginn der Gelbbauchunke ähnlich spät, doch ist ihre Larvalentwicklung kürzer und die Fähigkeit, mehrmals abzulaichen, gleicht den Verlust durch Austrocknen aus (vgl. Diesener & Reichholf 1985).

Inwieweit die Überwinterung bei der Auswahl der Gewässer eine Rolle spielt, läßt sich schwer abschätzen. Der an Land überwinternde Teichfrosch zeigt eine Tendenz zu kleineren Gewässern (Günter 1985, Arnold & Burton 1983, Diesener & Reichholf 1985, Herr 1978), während der Seefrosch tiefere Gewässer bevorzugt. Der Wasserfrosch verhält sich sowohl bei der Überwinterung als auch in der Habitatpräferenz intermediär. Für den relativ hoch gelegenen Kanton Bern stellt Grossenbacher (1977) eine bevorzugte Tiefe ab einem Meter fest, während Blab (1986) für die planare bis colline Höhenstufe bevorzugte Wassertiefen ab 0,4 m angibt. Andeutungsweise zeigt sich aus diesen Ergebnissen und unseren Auswertungen eine Zunahme der bevorzugten Gewässertiefe mit der Meereshöhe, eventuell eine Rückversicherung gegen das mögliche winterliche Durchfrieren.

Frühlaicher wie der Grasfrosch sind auf Flachwasserbereiche angewiesen, die sich frühzeitig erwärmen. Für den spät laichenden „Wasserfrosch“ ist die baldige Erwärmung des Gewässers von eher untergeordneter Bedeutung. So konnten Schmidtler & Gruber (1980) noch in Gewässern mit einer Sommertemperatur von 14° C Wasserfrösche nachweisen. Das Absinken der „Wasserfrosch“-Dichte in großen Gewässern könnte aber auf die träge Erwärmung großer Wassermassen zurückzuführen sein.

3.2.3 Wasserfläche

Eindeutig bevorzugt wurden Gewässer mit einer Fläche zwischen 0,1 und 0,4 ha, an ihren Ufern waren doppelt so viele Frösche als an anderen Gewässern zu finden (Abb. 4c). Kleinstgewässer bis zu einer Größe von 0,02 ha waren dagegen kaum besiedelt.

Da mit der Vergrößerung der Wasserfläche auch meist eine Zunahme der Wassertiefe einhergeht ($r = 0,78$; $P < 0,001$), sind die Einflüsse von Tiefe und Wasserfläche nicht zu trennen. Ähnlich wie beim Parameter Tiefe finden sich eine Vielzahl von Autoren, die auf eine Präferenz des „Wasserfrosches“ für größere Gewässer hinweisen (Großenbacher 1977, Fritz & Söwig 1979, Stöcklein 1980). Wird der „Wasserfrosch“ als eine Art beschrieben, die in jedem Gewässer anzutreffen ist (z. B. Barnett 1978), so bleibt der Fortpflanzungserfolg meist unberücksichtigt. Blab et al. (1976) wiesen an kleineren Wasserstellen vorwiegend juvenile Tiere nach. Für Laichkolonien wird eine Mindestgröße des Gewässers von 0,1 bis 1 ha angegeben (Großenbacher 1977, Blab 1986).

3.2.4. Uferneigung

Zwischen Uferneigung und „Wasserfrosch“-Dichte konnte kein signifikanter Zusammenhang festgestellt werden (Abb. 4d).

3.2.5. Neigung im Wasser

Hochsignifikant war die Präferenz für stärkere Neigung im Wasser (Abb. 4e). Lag die durchschnittliche „Wasserfrosch“-Dichte in hängigen Abschnitten doppelt so hoch wie bei flachen Gewätersabschnitten, so war sie im steilen Bereich gar fünfmal höher als bei flachen Ufertransekten.

Bei kleinflächigen Gewässern bedeutet schwache Neigung im Wasser zugleich eine geringe Tiefe. Die Ursachen für die geringe Besiedelung flacher Gewässer sind daher im Abschnitt 3.2.2 zu finden.

3.2.6 Beschattung

Schon eine Beschattung von 20 % ließ die Dichte auf Werte von 5 % gegenüber besonnten Uferstreifen absinken (Ab. 4f). Zwar ist die Vorliebe der Wasserfrösche für sonnige Gewässer allgemein bekannt, eine derart drastische Abnahme an Tieren bei nur teilweise beschatteten Uferabschnitten war aber nicht zu erwarten. So schreibt Günther (1985): „Nur sehr schattige Gewässer ... werden im allgemeinen nicht besiedelt.“ Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß sich nahezu alle Aussagen in der Literatur auf das gesamte Gewässer und nicht auf die einzelnen Uferabschnitte beziehen.

3.2.7 Entfernung zum Wald

Mit steigender Entfernung zum Wald oder zu Baumgruppen bis etwa 50 m nahm die Dichte zu. Bei größeren Entfernungen dagegen nahm die Dichte wieder ab (Abb. 4g). In der Klasse 50–100 m liegen keine Beobachtungen vor.

Bei geringer Entfernung ist die Nähe der Bäume gleichbedeutend mit einer starken Beschattung. Unter Bäumen finden sich aber auch geeignete Quartiere für den teilweise an Land überwinterten Wasserfrosch. Die überdurchschnittlich hohen Individuenzahlen an Ufern, die zwischen 20 und 50 m vom Wald entfernt liegen, lassen sich deshalb eventuell durch die Nähe von möglichen Winterquartieren erklären.

3.2.8 Exposition

Bei der Besetzung unterschiedlich exponierter Ufer gab es keinen signifikanten Unterschied (Abb. 4h).

3.2.9 Bewuchs im Wasser

Es konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Dichte der Wasservegetation und der Dichte des „Wasserfrosches“ festgestellt werden (Abb. 4i).

Viele Autoren weisen dagegen auf die Vorliebe des „Wasserfrosches“ für Wasservegetation hin. Großenbacher (1977) schreibt: „Hoch gesichert ist seine Vorliebe für Unterwasser-, Schwimmblatt- und Röhrichtvegetation.“ Für Fritz & Sowig (1979) ist eine dichte Wasservegetation Voraussetzung für den „Wasserfrosch“. Heusser (1961) differenziert: teppichbildende Vegetation wird vertikalen Vegetationselementen vorgezogen. Eine Aufspaltung der Wasservegetation in diese beiden Gruppen war mangels Datenmaterial nicht möglich. Blab et al. (1976) konnte bei einer Untersuchung von 824 Gewässern in keinem vegetationsfreien Teich Wasserfroschlaich nachweisen, obwohl diese „Art“ eine Stetigkeit von 93 % erreichte. Dies deutet darauf hin, daß für die Fortpflanzung des „Wasserfrosches“ Wasservegetation zwar unabdingbar ist, ihre Bedeutung in der Nachlaichzeit aber stark abnimmt.

3.2.10 Bewuchs am Ufer

Mit zunehmender Vegetationsdichte stieg die Zahl der beobachteten Wasserfrösche am Ufer (Abb. 4j). An dicht bewachsenen Abschnitten konnten zwölfmal so viele Tiere gezählt werden als an unbewachsenen. Sehr dichte und hohe Vegetation wurde jedoch aus methodischen Gründen nicht berücksichtigt. Die ersten drei Klassen des Parameters Vegetationsdichte werden nahezu ausnahmslos durch jüngere Gewässer repräsentiert. Die Ursachen geringer Amphibienpopulation sind sicherlich auch im Alter des Gewässers und der Besiedlungsgeschwindigkeit des „Wasserfrosches“ zu suchen. Zum Einfluß der Vegetationsdichte finden sich nur wenige Aussagen: Fritz & Sowig (1979) und Meineke (1980) nennen eine dichte Ufervegetation als eine Voraussetzung für „Wasserfroschpopulationen“, was der Beobachtung von Meisterhans & Heusser (1970) entspricht, daß „Wasserfrösche“ eine mindestens fünf bis zehn Jahre alte Ufervegetation bevorzugen.

Im allgemeinen stieg die „Wasserfrosch“-Dichte mit zunehmender Vegetationshöhe an (Abb. 4k). Sehr niedrige Vegetation war vor allem an zwei Gewässertypen zu finden: an jungen Gewässern und an Fischteichen.

Bevorzugt wurden Uferstreifen mit einem Wiesenanteil zwischen 10 % und 80 % (Abb. 4l). Bei niedrigerem Wiesenanteil gingen die Amphibiendichten auf ein Drittel zurück, an Ufern mit höherem Wiesenanteil auf zwei Drittel. Wie schon oben bereits beschrieben, sind auch hier Ufer mit geringem Wiesenanteil vor allem an jungen Gewässern zu finden. Ufer mit sehr hohem Wiesenanteil umgeben meist intensiv genutzte, ausgeräumte Fischteiche.

Uferänder ohne Ried waren kaum besetzt (Abb. 4 m). Im Gegensatz zur Wiese bietet das Ried ganzjährig eine Versteckmöglichkeit. Ufer mit einem hohen Riedanteil sind Zeichen für die relative Naturbelassenheit der Gewässer.

3.3 Multivariate Analyse

Fünf Hauptkomponenten mit einem Eigenwert größer 1 wurden extrahiert. Nach der Varimax-Rotation ergaben sich die in Tab. 2 angeführten Ladungen (L) der einzelnen Parameter auf die neuen Faktoren. Die ersten drei Faktoren können anhand ihrer Ladungen relativ einfach interpretiert werden, wohingegen die letzten beiden nicht oder nur schwer einer Interpretation zugänglich sind. Faktor 5 könnte man als Wasservegetationsfaktor bezeichnen. Der Verlauf der „Wasserfrosch“-Dichte entlang diesen Faktors ist aber U-förmig: Hohe „Wasserfrosch“-Dichten finden sich bei kleinen und großen Faktorenwerten. Die niederen Faktorenwerte werden ausschließlich durch Gewässer mit steiler Neigung im Wasser und ohne Wasservegetation, die hohen Faktorenwerte durch Gewässer mit flachem Ufer und viel Wasservegetation repräsentiert. Dieser Faktor ist daher eine Kombination von zwei Einflüssen und somit schwer interpretierbar. Die univariate Analyse des Einflusses der Wasservegetation auf die „Wasserfrosch“-Dichte ist damit eine völlig ausreichende Beschreibung. Zudem hat der Parameter Neigung im Wasser auch noch hohe Ladungen auf die Faktoren 1 und 2 und ist damit schwer einem Parameterkomplex zuzuordnen. Die Faktoren 4 und 5 bleiben in der weiteren Diskussion unberücksichtigt.

Abb. 5 zeigt die Einzelwerte der Dichte in Abhängigkeit von jeweils zwei Faktoren. Man beachte, daß Größe und Tiefe für die einzelnen Uferstreifen eines Gewässers immer gleich sind und daher eine strikte Unabhängigkeit der Daten nicht gewährleistet ist.

Tab. 2. Die Ladungen der einzelnen Habitatparameter auf die Faktoren. – Loading of habitat parameters on factors, extracted from the correlation matrix by principal components analysis, followed by a varimax-rotation.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
Wasserfläche	0,14	0,90	-0,26	-0,01	0,04
Tiefe	0,02	0,88	0,06	-0,07	-0,01
Uferneigung	0,01	0,16	0,23	0,63	0,25
Neigung im Wasser	0,48	0,41	0,24	0,23	-0,38
Entfernung zum Wald	-0,01	-0,01	0,84	0,03	-0,04
Bewuchs im Wasser	0,16	-0,05	0,02	0,06	0,89
Wiesenanteil	0,16	-0,21	-0,07	0,81	-0,13
Riedanteil	0,70	-0,06	0,14	-0,60	0,04
Dichte der Vegetation	0,86	0,06	0,07	0,32	-0,04
Höhe der Vegetation	0,81	0,09	-0,11	-0,07	0,28
Beschattung	-0,07	0,04	-0,85	-0,03	-0,05
erklärte Varianz	22%	16%	15%	12%	9%

3.3.1 Faktor 1: ein Vegetationsfaktor

Im ersten Faktor findet vor allem die Beschaffenheit der Vegetation ihren Ausdruck: Höhe, Dichte und Riedanteile haben mit Ladungen von 0,7 bis 0,8 den stärksten Einfluß. Auch die Neigung im Wasser wird berücksichtigt (L = 0,48). Größere Werte der ersten Hauptkomponente sind daher Indi-

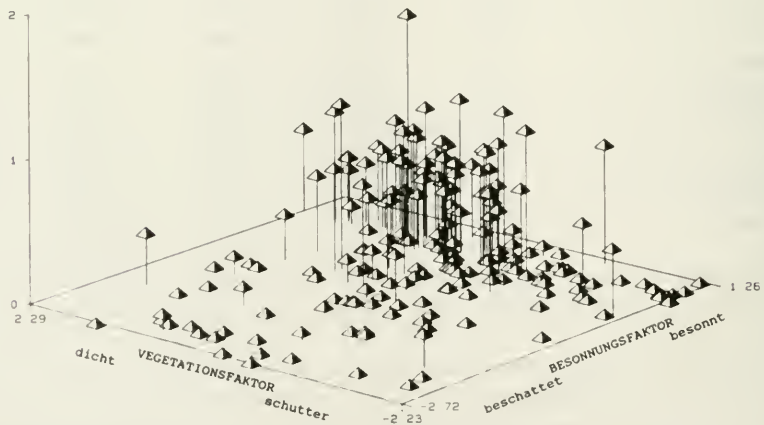
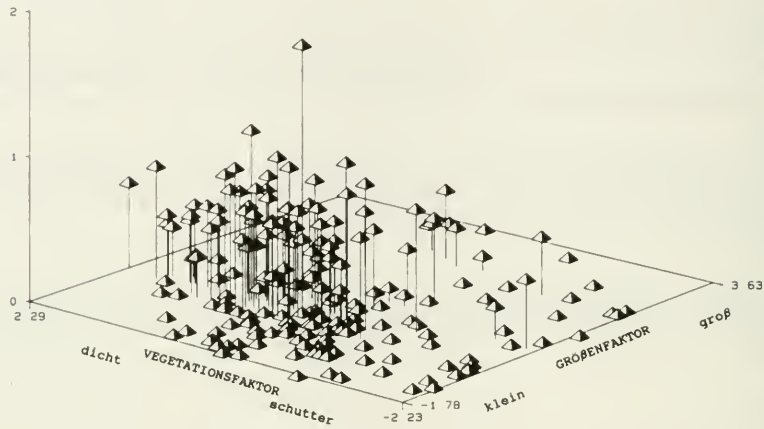
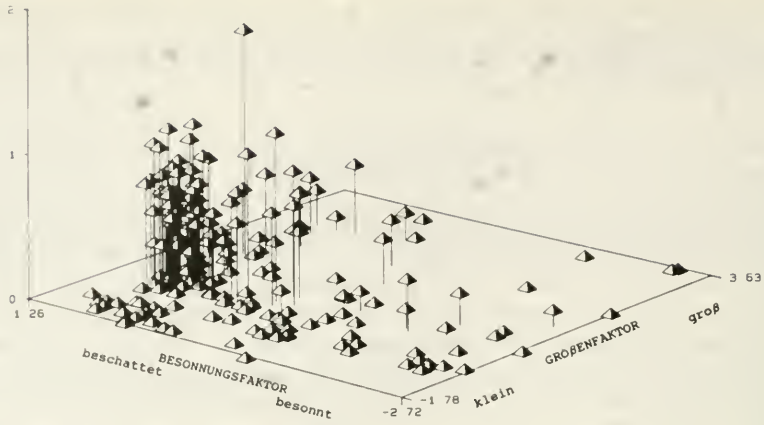


Abb. 5. Abhängigkeit der „Wasserschdichten“ ($\log [Dichte \text{ pro } 10 \text{ m} + 1]$) von jeweils zwei Faktoren. Details im Text. — Plot of the density of the „*Rana esculenta*“/“*lessonae*“ complex in relation to factor scores.

kator einer gut ausgebildeten Ufervegetation, kleine Werte kennzeichnen vegetationsarme Abschnitte. Abb. 4 n stellt den Einfluß dieses Vegetationsfaktors auf die Dichte dar. Bei gut ausgebildeter Ufervegetation zeigt sich eine erhöhte „Wasserfrosch“-Dichte.

3.3.2 Faktor 2: ein Größenfaktor

Dieser Faktor wird nahezu ausschließlich von der Wasserfläche ($L = 0,90$) und der Tiefe ($L = 0,88$) des Gewässers bestimmt. Einziger weiterer Parameter mit nennenswertem Einfluß ist die Neigung im Wasser (Tab. 2). Es zeigt sich eine deutliche Bevorzugung der Gewässer im mittleren Größenbereich (Abb. 4 o und Abb. 5): In den drei Gruppen mit der höchsten Dichte lag die Wassertiefe zwischen 0,5 m und 1,2 m und die Wasserfläche zwischen 0,03 ha und 0,5 ha. Völlig gemieden wurden sehr kleine Gewässer. Die möglichen Gründe für das Dichteoptimum des „Wasserfrosches“ wurden bereits in den Kapiteln 3.2.2 diskutiert.

3.3.3 Faktor 3: ein Besonnungsfaktor

Faktor 3 kann als Besonnungsfaktor interpretiert werden, denn er wird vorwiegend durch die Entfernung zum Wald ($L = 0,84$) und die Beschattung ($L = 0,85$) des Ufers charakterisiert. Mit steigenden Besonnungswerten erhöht sich die Zahl der Amphibien an den Uferstreifen (Abb. 4 p).

3.4 Synopsis

Vereinfacht betrachtet gliedert sich der Lebensraum der Amphibien in Laichgewässer, Sommerlebensraum und Winterquartier. „Wasserfrosch“-Populationen leben zum größten Teil ganzjährig stationär an ihrem Laichgewässer (Feldmann 1981). Dennoch sind in Weihergebieten deutlich erkennbare Wanderaktivitäten zwischen den einzelnen Teichen festzustellen (Stöcklein 1980) und nicht jedes besetzte Gewässer ist als Laichhabitat zu werten (Bartmann et al. 1983). Auch überwintern „Wasserfrösche“ nicht nur am, sondern auch im Gewässer (besonders *R. lessonae*). Daher lassen sich bei der Beschreibung der Habitatnische des „Wasserfrosches“ die einzelnen Funktionskreise nicht deutlich trennen.

Parameter, die Eigenschaften des gesamten Gewässers beschreiben (Größe, Tiefe), können daher in ihrer Wirkung keinem bestimmten Funktionskreis zugeordnet werden. Auf der Ebene der Uferabschnitte ist dagegen eine Differenzierung der Ansprüche an das Laich- bzw. Sommerhabitat in einem gewissen Rahmen möglich, vor allem an Gewässern mit verschiedenen ausgestatteten Uferbereichen. Diese waren meist verschieden dicht besetzt und behielten den Unterschied in den zwei Untersuchungsjahren bei (vgl. Abb. 3). Somit können die Dichteunterschiede in den Uferstreifen als Habitatpräferenz in der Nachlaichzeit gewertet werden.

Tab. 3. Die Ansprüche des „Wasserfroschs“ an Laichhabitat und Sommerlebensraum. Die Reihenfolge der einzelnen Faktoren im Sommer wurde über die β -Gewichte aus einer ANOVA ermittelt. – Comparison of the habitat requirements of the „*Rana esculenta*“/ *lessonae* complex during and after breeding. The importance of the different factors after breeding was scored by the β -statistics of a three-way ANOVA.

Laichgewässer	Sommerlebensraum	β
Besonnung	Gewässergröße	0,37
Wasservegetation	Besonnung	0,26
Gewässergröße	Struktur der Ufervegetation	0,24

Tab. 4. Mittlere Faktorenwerte für einzelne Nutzungstypen der Gewässer. – Mean factor scores of transects with different types of usage by man.

Nutzung	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Keine	-0,28	-0,76	-0,27
Fische ¹	0,39	0,05	0,31
Karpfen	0,43	0,03	0,06
Sonstige ²	-0,77	1,71	-0,08

¹ alle Gewässer, in denen neben Karpfen auch noch andere Arten (Hecht, Forelle, Zander) gehalten wurden;

² Zusammenfassung von Angelteichen, Badeteichen, Kiesabbau usw.

In Tab. 3 werden die Ansprüche des „Wasserfrosches“ an sein Laichhabitat (nach Blab 1986) den Ansprüchen an seinen Sommerlebensraum gegenübergestellt. Zur Festlegung der Rangfolge wurde jede der drei Hauptkomponenten in fünf Klassen mit etwa gleicher Beobachtungszahl zerlegt. Alle drei Faktoren beschreiben signifikante Anteile der Varianz der „Wasserfrosch“-Dichte in einer dreifaktoriellen Varianzanalyse ($P > 0,003$) ohne signifikante Interaktionen ($P > 0,2$). β -Gewichte geben daher eine objektive Möglichkeit, den Einfluß einzelner Faktoren zu bewerten (Norušis 1986). Insgesamt erklären alle drei Faktoren 34 % der Dichteschwankungen.

Wichtigster Faktor für den Sommerlebensraum ist die Gewässergröße. Die Besonnung des Gewässers bzw. Ufers ist sowohl während der Laichzeit als auch in der Nachlaichzeit Grundbedingung für die Eignung eines Gewässers als „Wasserfrosch“-Habitat. Die Wasservegetation ist dagegen vorwiegend in der Laichzeit von Bedeutung, während gut strukturierte Ufervegetation in der Nachlaichzeit an Gewicht gewinnt.

Unsere Analyse der autökologischen Habitatnische des „Wasserfrosches“ ermöglicht es mit drei einfachen Kriterien (Gewässergröße, Besonnung und Ufervegetation) die Eignung eines Gewässers für den „Wasserfrosch“ – zumindest als Sommerlebensraum – vorherzusagen. Abweichungen von dieser Vorhersage können dazu benutzt werden, um entweder weitere autökologische Ansprüche des Wasserfrosches herauszuarbeiten oder die Bedeutung biotischer Faktoren (Räuber und Konkurrenten) näher zu analysieren.

In Tab. 3 sind die mittleren Werte der ersten drei Faktoren einzelner Nutzungstypen der Gewässer angegeben. Die mittleren Faktorenwerte für Karpfenteiche zeigen deutlich, daß diese Gewässer alle wichtigen Habitatvoraussetzungen für den „Wasserfrosch“ erfüllen. Die hohe Stetigkeit des „Wasserfrosches“ in Karpfenzuchtgebieten (Dorn & Mann 1987) sowie die von uns gefundenen hohen Dichten des „Wasserfrosches“ in Karpfenteichen (Abb. 4a) zeigen, daß unsere Analyse zumindest lokal gute Vorhersagen über die Verbreitung des „Wasserfrosches“ ermöglicht. Interessant ist nun, daß Gewässer mit gemischtem Fischbesatz im Mittel ähnliche Faktorenwerte aufweisen wie Gewässer mit Karpfenzucht. Die Besonnung ist sogar eher günstiger, verglichen zu den Werten an Karpfenteichen. Trotzdem ist die mittlere Wasserfroschdichte an Gewässern mit gemischtem Fischbesatz deutlich niedriger (Abb. 4a). Eine einfache Erklärung liegt im Prädatorendruck durch räuberische Fischarten in diesen Gewässern.

An diesem Beispiel zeigt sich der Vorteil einer autökologischen und zudem quantitativen Beschreibung der Habitatnische einer Art. Durch Vergleich von Gewässern mit ähnlicher Nischenstruktur werden weitere Einflüsse deutlich herausgestellt sowie alternative Erklärungsmöglichkeiten erheblich eingeschränkt. Synökologische Interpretationen verlassen die spekulative Ebene und werden auf eine feste, empirische Basis gestellt (James et al. 1984).

4. Zusammenfassung

Anhand einer einfachen Dichteabschätzung wurde versucht, die autökologische Habitatnische des „Wasserfrosches“ in der Nachläichzeit näher zu beleuchten. Die Auswertung der bei sonnigem Wetter erfaßten Daten mittels Varianz- und Hauptkomponentenanalyse zeichnet folgendes Schema für den Sommerlebensraum: 1. Gewässer mit einer Tiefe unter 0,5 m und einer Wasserfläche geringer als 0,05 ha werden gemieden. Günstig sind Gewässer mittlerer Größe und Tiefe. 2. Ein weiterhin wichtiger Faktor bei der Auswahl der Ufer ist deren Besonnung und 3. eine gut ausgebildete Ufervegetation. 4. Die Wasservegetation scheint im Sommerlebensraum eine eher untergeordnete Rolle zu spielen. 5. Extensiv genutzte Karpfenteiche erfüllen diese Kriterien und gehören damit zu den wichtigsten Sommerlebensräumen des „Wasserfrosches“ im Untersuchungsgebiet.

5. Literaturverzeichnis

- Arnold, E. N. & J. A. Burton 1983. Pareys Reptilien- und Amphibienführer. – Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin
- Baehr, M. 1987. Zur Biologie einheimischer Amphibien und Reptilien. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 41: 7–70
- Barnet, H. 1978. Bisherige Ergebnisse der Amphibien- und Reptilienerfassung. – Mitt. Arbeitsgem. Natursch. Wangen Allgäu 1: 40–48
- Bartmann, W., Dörr L., Klein R., Twelbeck, R. & H. Veith 1983. Zur Bestandssituation der Amphibien in Rheinhessen. Mainzer Naturw. Archiv Beiheft 2: 1–104
- Beebe, T. J. 1985. Discriminant analysis of amphibian habitat determinants in south-east England. – Amphibia-Reptilia 6: 35–43
- Blab, J., Kaufmann, R. & B. Stöcklein 1976. Vergleichende Untersuchung der Amphibienfauna des Regnitzbeckens u. des Mohrweihergebietes. – Bericht Naturf. Ges. Bamberg 51: 1–13
- 1986. Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 18: 1–150
- Boritz, J. 1985. Lehrbuch der Statistik. 2. Auflage, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- Clausnitzer, H. J. 1983. Zum gemeinsamen Vorkommen von Amphibien und Fischen. – Salamandra 19: 158–162
- Diesener, G. & J. Reichholf 1985. Lurche und Kriechtiere. Mosaik-Verlag, München
- Dorn, P. & W. Mann 1987. Amphibienkartierung im Landkreis Neustadt a. d. Waldnaab 1986. – Mitt. LVAR 7: 3–9
- Feldmann, R. (Hrsg.) 1981. Die Amphibien und Reptilien Westfalens. – Abh. Landesmuseum Naturkunde Münster 43 (4): 1–161
- Filoda, H. 1981. Das Vorkommen von Amphibien in Fischgewässern des östlichsten Teils Lüchow-Dannenburgs. – Beitr. Naturk. Niedersachsens 34: 185–189
- Fritz, K. & P. Sowig 1979. Verbreitung und Ökologie der Amphibien im Raum Lörrach. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ. 49/50: 219–257
- Grossenbacher, K. 1977. Die Amphibien des Kantons Bern. Mitt. Naturf. Ges. Bern 34: 1–64
- Günther, R. 1985. Anura. In: Engelmann, E.: Die Lurche und Kriechtiere Europas. – Neumann-Verlag, Leipzig Radebeul
- Hansmann, A. 1857. Die Sylvien der Insel Sardinien. Naumannia 7: 404–429
- Hemmer, H. 1977. Studien an einer nordwestdeutschen Grünfroschpopulation als Beitrag zur Bestimmungsproblematik und zur Rolle der Selektion im *Rana esculenta*-Komplex. – Salamandra 13: 166–173
- Herrn, C. P. 1978. Feuchtbiotopkartierung in der Region Mittlerer Neckar. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württ. 11: 207–213
- Heusser, H. 1961. Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. – Rev. Suisse Zool. 68: 1–39
- James, F. C., Johnston, R. F., Wamer, N. O., Niemi, G. J. & W. J. Boecklen 1984. The Grinnellian niche of the wood thrush. – Am. Nat. 124: 17–30
- Meineke, T. 1980. Untersuchung zum Vorkommen der Grünfrösche (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*) im Raum Harzberg am Harz und Northeim (Süd-Niedersachsen). – Beitr. Naturk. Niedersachsen 33: 44–55
- Meisterhans, K. & H. Heusser 1970. Amphibien und ihre Lebensräume. – Natur und Mensch 12: 162–173
- Norušis, M. J. 1986. SPSS/PC+. – SPSS inc., Chicago, Illinois

- Rayner, J. M. V. 1985. Linear relationships in biomechanics; the statistics of scaling functions. – J. Zool. Lond. (A) 206: 415–439
- Rühmekorf, E. 1958. Beiträge zur Ökologie mitteleuropäischer Salientia. – Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 1–19
- Schmidtler, J. F. & U. Gruber 1980. Die Lurchfauna Münchens. – Schr. R. Natursch. u. Landschaftspf. 12: 105–139
- Stöcklein, B. 1980. Untersuchung an Amphibienpopulationen am Rande der mittelfränkischen Weierlandschaft unter besonderer Berücksichtigung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* Laur.). – Dissertation Universität Erlangen-Nürnberg